

На правах рукописи

ВОРОНЦОВА Л. И.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ТИПЧАКА (*FESTUCA*
SULCATA НАСК.)
И БЕЛОЙ ПОЛЫНИ (*ARTEMISIA LERCHEANA* WEB.)
В ЮЖНОЙ ПОЛУПУСТЫНЕ
ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

Диссертация написана на русском языке

(03094 — ботаника)

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

Работа выполнена в Московском ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте имени В. И. Ленина.

Научный руководитель — профессор **А. А. Уранов**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор **Т. А. Работнов**

кандидат биологических наук **Н. В. Трулевич**

Ведущее высшее учебное заведение — Педагогический институт имени А. С. Пушкина г. Уральска. Казахской ССР.

Автореферат разослан « _____ » _____ 1971 г.

Защита диссертации состо-

на заседании совета по при-
ческим наукам, методике п
химии Московского ордена
венного педагогического инс
ул. Кибальчича, 6, корп. 5, а:

Отзывы направлять по а.
д. 1, МГПИ имени В. И. Лен

С диссертацией можно

Ученый секретарь совета

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени в основном трудами отечественных геоботаников накоплен значительный материал по изучению численности и возрастной структуры ценопопуляций растений как формы приспособления видов к условиям существования (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Трулевич, 1963; Снаговская, 1966; Бажецкая, 1966; Шорина, 1966; Жукова, 1967; Заугольнова, 1968; Смирнова, 1968; Бажецкая, 1970).

В большинстве случаев изменчивость возрастной структуры ценопопуляций прослежена на однородных в климатическом отношении территориях. Влияние географического фактора на возрастное строение популяций изучено очень мало. Впервые специально этот вопрос поставлен Л. Б. Заугольновой (1968, 1969), сравнившей популяции ясеня обыкновенного из лесов Белорусского Полесья и лесостепей Европейской части Союза. Ранее этот вопрос частично был затронут в работах Н. В. Трулевича (1963), К. В. Станюковича (1963). Между тем географический аспект популяционно-онтогенетических исследований представляет существенный интерес, т. к. позволяет судить о жизненном состоянии того или иного вида в различных частях его ареала. В этом плане особенно перспективно исследование видовых ценопопуляций на границе ареалов.

Основной задачей реферируемой работы было изучение численности и возрастных спектров популяций типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в 2-х удаленных по меридиану и различающихся степенью аридности климата пунктах южной полупустыни Западного Прикаспия¹.

Северный район исследований находится близ северных границ южной полупустыни, южный — на границе с зоной пустыни.

Объекты исследований: плотнодерновинный злак типчак (*Festuca sulcata* Hack.) и ксероморфный полукустарничек белая полынь (*Artemisia lercheana* Web.) являются эдификаторами растительного покрова обширных равнин Волго-Уральского междуречья. Оба вида относятся к ценным кормовым растениям (Евсеев, 1949; Ларин, 1956; Иванов, 1958; Левина, 1964) и составляют основную массу кормов на пастбищах полупустыни Следовательно, состояние популяций названных эдификаторов в большей мере определяет продуктивность и кормовую ценность пастбищ.

Растительность полупустыни Западного Прикаспия и районов наших работ, в частности, имеет комплексное сложение, обусловленное выраженным на этой территории микрорельефом, пестротой

¹ Подразделение полупустыни на 2 подзоны — северную и южную, в пределах Волго-Уральского междуречья, приводится в монографии Ф. Я. Левинной «Растительность полупустыни северного Прикаспия и ее кормовое значение» (1964 г.).

почв. разной величиной пастбищной нагрузки. В связи с этим представилось интересным углубить географический аспект работы, сопоставив на географическом фоне воздействие на популяции полыни и типчака совокупного влияния микротопологических условий и выпаса. Следует отметить, что южный район работ находится близ южной границы ареала типчака на равнине Западного Прикаспия.

Популяционно-онтогенетическое исследование мы сочетали с выявлением характера взаимоотношений между типчаком и белой полынью в разных экологических условиях. Данные подобного рода для растений аридных областей практически отсутствуют.

Конкретные задачи исследований сводились к следующему: в каждом из 2-х районов работ

1. проследить общие закономерности изменения растительности в зависимости от экологических условий, используя метод экологических рядов; сопоставить значение воздействия на растительность микротопологии и выпаса;

2. проследить закономерности в изменении численности и возрастного состава популяций типчака и белой полыни в топографическом (по микрорельефу и почвам) ряду и дигрессионном ряду по выпасу;

3. сопоставить данные по численности и возрастному составу эдификаторов в сходных экотопах и аналогичных ступенях выпаса для 2-х районов работ;

4. проследить особенности взаимодействия популяций типчака и белой полыни для сходных экотопов в 2-х районах работ.

В итоге мы предполагали 1) получить фактический материал, который бы расширил представление о типах возрастной структуры популяций как форме приспособления видов к условиям существования; 2) использовать теоретические выводы для решения практических задач, в частности, правильного использования пастбищ в исследованных районах.

Диссертация состоит из введения, пяти глав и заключения.

Работа выполнена на кафедре ботаники и в проблемной биологической лаборатории МГПИ им В. И. Ленина под руководством профессора А. А. Уранова.

Глава I. Физико-географическая характеристика районов работ

Полевой материал собран в весенне-летний период 1963—1964 гг. в восточной части Волго-Уральского междуречья, которое по схеме геоморфологического районирования принадлежит к Приуральской слабо возвышенной равнине (Доскач, 1956).

Основной базой для работы служили пастбища совхозов им. В. В. Куйбышева (северный район работ) и «Котельниковский» (южный район работ). Оба совхоза находятся на территории Уральской области.

Физико-географические особенности Прикаспийской низменности в целом и отдельных ее частей достаточно полно освещены в ли-

тературе (Андрусов, 1902; Архангельский, 1932; Жуков, 1945; Ковда, 1950; Герасимов, 1951; Карандеева, 1952; Неволлин, 1956).

Волго-Уральское междуречье в геологическом отношении — молодая аккумулятивная равнина с кристаллическим фундаментом, перекрытым с поверхности толщами морскими и континентальными отложениями третичного, особенно четвертичного возраста. Отложения являются результатом трансгрессий и отступлений Древнего Каспийского бассейна (Хвалынское море).

Особенность рельефа Прикаспия — четкая выраженность мелких отрицательных форм (микрорельеф). Наиболее общепринятым в настоящее время является мнение о суффuzionном происхождении микрозападин, далее развивающихся под воздействием комплекса факторов, в том числе и растительного покрова (Левина, 1964).

Климат в целом резко континентальный с холодной малоснежной зимой, жарким сухим летом. Для климатической характеристики районов работ использованы климатологические данные пунктов Чапаево (северный район) и Калмыково (южный район), являющихся ближайшими к местам работ.

Различия среднемесячных и среднегодовых температур в обоих пунктах составляют немногим более 1°. Но распределение осадков по месяцам, а также общее их количество за год на исследованных территориях неодинаковы. В Чапаево отмечены два ясно выраженных максимума осадков: весенне-летний и поздне-осенний. В Калмыкове максимум осадков один и сдвинут на весенние месяцы (май). В среднем в районе Чапаева выпадает 260 мм осадков, в Калмыкове — 183 мм. Продолжительность вегетационного периода в северном районе работ — 188 дней, в южном — 195. Степень аридности климата¹ для Чапаева — 3, Калмыкова — 5.

Сопоставление климатологических данных показывает большую сухость климата в южном районе работ по сравнению с северным.

Северная часть Прикаспийской низменности отличается сложным и весьма своеобразным почвенным покровом, существенными особенностями которого является 1) засоленность, определяемая в первую очередь наличием соленосных подстилающих глин, и 2) комплексность — смена почвенных разностей в пространстве на сравнительно небольших площадях. Зональные светлокаштановые почвы разной степени солонцеватости встречаются в полупустыне в комплексе с лугово-каштановыми почвами западин и солонцами (Лобова, 1948; Ковда, 1950; Фридланд, 1964).

Растительный покров характеризуется господством многочисленных комплексов (Ларин, 1927, 1929; Никитин, 1954; Иванов, 1958; Левина, 1964), причем растительность северного района работ более остепнена, в ценозах господствуют злаки: ковыль Лессинга, гырса, типчак, житняк гребневидный, тонконог изящный. Склоны

¹ Степень аридности климата определяется отношением количества воды, испаряющейся с водной поверхности, к количеству поступающих осадков (Агроклиматический справочник по Западно-Казахстанской области, 1960).

западин и микроплакорные участки заняты типчаково-белополынными и белополынно-типчаковыми сообществами с примесью ромашника и прутняка. Растительный покров южного района работ значительно опустынен, о чем свидетельствует преобладание здесь полукустарничковых формаций, характеризующихся бедностью флористического состава, сильной разреженностью покрова. Многие злаки, в том числе типчак, локализованы только в глубоких западинах. Значительные площади занимают чернополынники.

В разделе о растительности обсуждены вопросы мозаичности растительного покрова в свете современных представлений, обобщена литература по классификации почвенно-растительных комплексов полупустыни.

Глава II Характеристика экологических условий районов работ

Из всего многообразия факторов, воздействующих на растительный покров полупустыни и определяющих характер его пространственного размещения и смен, наибольшее влияние оказывают два: 1. дефицит влаги — фактор, находящийся в минимуме; 2. повсеместный, порой интенсивный выпас. Это обстоятельство определило экологический подход к выявлению возрастной структуры популяций типчака и белой полыни. Как уже указывали, популяции названных эдификаторов рассматривались 1. в ассоциациях тополого-эдафического ряда, отражающего изменение влажности и солонцеватости почв от микрозападин к микроплакорным участкам; 2. в дигрессионных рядах по выпасу, представленных участками, в разной степени нарушенными пастьбой. Оба ряда являются сукцессионными: 1-й ряд являет пример эндогенной медленно идущей сукцессии; 2-й — представлен антропогенной (экзогенной) пастбищной сукцессионной серией сообществ.

Используя метод экологических рядов, мы пытались учесть основные варианты местообитаний типчака и белой полыни.

На основе серий геоботанических описаний во время радиальных маршрутов на расстояние 15—20 км от поселков, в каждом районе работ удалось выявить пятичленный дигрессионный ряд по выпасу. Основными критериями для составления такого ряда служили: 1) особенности растительного покрова — появление по мере приближения к поселку растений индикаторов пастбищ, с одной стороны, и выпадение некоторых злаков и представителей разнотравья, с другой; 2) пастбищный режим: время выпаса по сезонам (весна, весна и осень, весь вегетационный период), интенсивность (постоянный, эпизодический), род выпасаемого скота (свцы, крупный рогатый скот, верблюды).

В общем виде схема 5-членного ряда выглядит следующим образом: I ступень выпаса — слабый, эпизодический выпас;

II « « — умеренный выпас;

III « « — сильный выпас, постоянный;

IV ступень выпаса — очень сильный выпас, постоянный в течение всего вегетационного сезона;

» » — сбой.

К исследованным участкам обладали сходными почвами, одинаковым мезо- и микрорельефом, одинаковой глубиной залегания грунтовых вод, закономерная смена растительности по мере удаления от поселков могла быть объяснена прежде всего воздействием выпаса.

Выпас рассматривается как фактор, оказывающий на растительность сложное воздействие через

- 1) стравливание;
- 2) механическое повреждение;
- 3) перенос зачатков (семена и другие диаспоры);
- 4) заделку семян в почву;
- 5) уничтожение ювенильных растений;
- 6) иссушение почвы, уплотнение или разрыхление верхних ее слоев;
- 7) унавоживание.

Первые пять факторов определяют непосредственное влияние выпаса на растительность, последние два выявляют воздействие выпаса через среду.

В изменении экотопа в растительности аридных областей под влиянием выпаса есть ряд общих тенденций: увеличение сухости субстрата, обеднение флористического состава растительности, увеличение обилия полукустарников и однолетников, измельчение растений (Высоцкий, 1915; Пачоский, 1917; Тереножкин, 1948; Соорег, 1953; Coupland, 1958; Иванов, 1958). Однако, эти общие направления в изменении растительности по-разному проявляются на территориях с разными физико-географическими условиями, разными почвами, неодинаковым исходным типом растительности.

В главе приведено описание растительности для каждой ступени выпаса с учетом микротопологических условий.

На каждой ступени выпаса рассмотрен тополого-эдафический ряд ассоциаций (участков ассоциаций) от западин к микроплакорам. При выделении ассоциаций принимали во внимание комплекс следующих признаков: флористический состав сообществ; доминирующие виды, количественные соотношения между ними (обилие, проективное покрытие); почвы (морфологическая структура, кислотность, глубина вскипания, относительная влажность); биомассу надземной части (по весу в воздушно-сухом состоянии) с дифференциацией на однолетнюю и многолетнюю часть; вес массы корней в воздушно-сухом состоянии в объеме почвы $2500 \text{ см}^2 \times 30 \text{ см}$ (глубина); корневую насыщенность в объеме почвы $10 \times 10 \times 30 \text{ см}^3$ дифференцированно на каждые 10 см глубины. Количественные данные обработаны статистически и обобщены в таблицах, схемах, графиках. Всего для 2-х районов работ было таким образом детально исследовано 45 участков ассо-

Экологический ряд ассоциаций, описанный в северном районе работ

Участок микро-рельефа	Увеличение сухости и солонцеватости почв				
	Дно западины (глубина 30—40 см)	Склоны западины	Микроплаторы	Неглубокие плоские микропонижения на солонцах (глубина 5—6 см)	
Ступени выпаса Циркессонный ряд по выпасу	I	Тонконогово-тырсово-гребневидножитняково-типчакковая	Тонконогово-белополынно-тырсово-типчакковая	Ромашниково-типчакво-белополынная	Белополынная
	II	Полынно-тонконогово-тырсово-типчакковая	Полынно-тырсово-типчакво-белополынная	Ромашниково-пустынно-житняково-типчакво-белополынная	Белополынная
	III	Полынно-тырсово-типчакковая	Полынно-типчакво-белополынная	Ромашниково-пустынно-житняково-типчакво-белополынная	Роголовниково-белополынная
	IV	Полынно-пустынно-житняково-типчакковая	Пустынно-житняково-ромашниково-белополынная	Пустынно-житняково-белополынная	Солянково-белополынная
	V	Пустынно-житняково-белополынная	Пустынно-житняково-белополынная	Пустынно-житняково-белополынная	Солянково-белополынная

Увеличение пастбищной нагрузки

Экологический ряд ассоциаций, описанный в южном районе работ

		Тополого-эдафический ряд			Увеличение сухости и солонцеватости почв		
		Дно западины	Нижняя часть склона на глубокой западине (глубина 40 см)	Неглубокая западина (глубина 10 см)	Верхняя часть склона глубокой западины	Микроплагкор	
I	Пустынножигитяково-ковыльно-типчакковая	Ромашниково-пустынножигитяково-белопольно-типчакковая	Ромашниково-пустынножигитяково-типчакковая	Ромашниково-пустынножигитяково-типчакково-белопольная	Ромашниково-пустынножигитяково-белопольная	Итсегеково-белопольная	
II	Пустынножигитяково-типчакковая	Пустынножигитяково-белопольно-типчакковая	Прутьяково-пустынножигитяково-белопольная	Прутьяково-пустынножигитяково-белопольная	Ромашниково-пустынножигитяково-белопольная	Итсегеково-белопольная	
III	Полыново-пустынножигитяково-типчакково-белопольная	Пустынножигитяково-типчакково-белопольная	Типчакково-пустынножигитяково-белопольная	Типчакково-пустынножигитяково-белопольная	Пустынножигитяково-белопольная	Итсегеково-белопольно-солянковая	
IV	Полыново-пустынножигитяково-белопольная	Пустынножигитяково-белопольная	Пустынножигитяково-белопольная	Пустынножигитяково-белопольная	Пустынножигитяково-белопольная	Итсегеково-белопольно-солянковая	
V	Белопольно-полыно-ковая	Белопольная	Белопольная	Белопольная	Итсегеково-белопольная	Итсегеково-белопольная	

Увеличение пасбищной паразитии

Дирекционный ряд по выпасу

циаций. Экологические ряды ассоциаций приведены в таблицах 1 и 2.

От микропознаний к микроплакорам происходит смена типчково-ковыльных ассоциаций белополюнно-типчковыми с ромашником и белополюнными. С увеличением выпаса усугубляется тенденция к ксерофитизации растительного покрова и сглаживанию комплексов.

Удалось выявить, что сообщества пустынного типа (белополюнные, итсегеково-белополюнные) меньше изменяются под влиянием выпаса, чем степные ценозы западин. Это объясняется меньшим сглаживанием пустынных сообществ, а также тем, что господствующие здесь жизненные формы (полукустарники, однолетники) по сравнению с плотнoderновинными злаками меньше страдают от вытаптывания, скусывания и иссушения верхних горизонтов почвы.

Сравнение поведения некоторых доминирующих видов в дигрессионных рядах по выпасу в двух районах работ показывает, что ковыль-тырса выпадает в южном районе из состава доминант на II ступени выпаса, в северном — на IV, т. е. при больших пастбищных нагрузках; типчак в южном районе выпадает из состава доминант на IV ступени, в северном — на V. Полюнь белая в северном районе работ не получает доминирующего значения в западинах даже при интенсивном выпасе, в южном — она становится доминантом I ранга в ассоциациях западин, начиная с III ступени выпаса.

Глава III. Численность и возрастные спектры популяций типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia ferchiana* Web.) в разных экологических условиях северного района работ

Популяция рассматривается в трактовке Т. А. Работнова (1950) как элементарная единица фитоценоза (ценопопуляция, по А. А. Корчагину, 1964). Численность и возрастной спектр (термин А. А. Уранова, 1960) являются существенной характеристикой ценопопуляции. Возрастные спектры определяют относительное участие в видовой ценопопуляции возрастных групп, выделяемых по совокупности морфо-биологических признаков.

В главе дается критический обзор литературы по вопросу изучения численности и возрастной структуры ценопопуляций. Сопоставлены подходы разных геоботанических школ к решению этих вопросов.

При выделении возрастных групп типчака и белой полыни мы, помимо собственных наблюдений, использовали имеющиеся литературные данные по онтогенезу этих растений или сходных биоморф.

Онтогенез дерновин различных плотнoderновинных злаков, как показывает сопоставление литературных данных (Пошкурлаг, 1941; Персикова, 1959, 1960; Трулевич, 1963; Жукова, 1967; Попова, 1969), в общих чертах сходен. В районах исследований для типчака оказалось возможным выделить следующие возраст-

вые группы: всходы, ювенильные растения, молодые вегетативные растения, молодые генеративные растения, средневозрастные генеративные растения, стареющие генеративные растения, сенесцентные. Аналогична схема возрастной дифференциации белой полыни (Трулевич, 1963) с тем различием, что у этого вида мы не смогли выделить группу молодых вегетативных растений, но зато у него довольно четко отграничено имматурное возрастное состояние.

Возрастной состав популяций типчака и белой полыни изучали на площадках размером 1 м² в травяных насаждениях на каждом участке ассоциации. Всего для 2-х районов работ было рассмотрено 1684 таких площадок. На каждой площадке учитывали живые и отмершие особи всех возрастных состояний. Материалы обработаны статистически.

В северном районе работ изучено 24 популяции типчака и белой полыни в 12 вариантах условий: в тополого-эдафических рядах на 4-х ступенях выпаса. Возрастная структура популяций типчака и белой полыни в тополого-эдафических рядах изменяется неодинаково: в популяциях типчака от микрозападин к микропоясам почти в 3 раза (с 8,3 до 25%) увеличивается доля подроста (всходы, ювенильные растения и молодые генеративные растения), параллельно уменьшается участие вегетативных растений (с 81% до 72%). В популяциях белой полыни в том же ряду наблюдаются противоположные тенденции: возрастает доля генеративных растений, в первую очередь средневозрастных (с 62% до 86%), и сокращается доля подроста (с 22% до 12%). Наименования на I—III ступенях выпаса представлены вариантами зрелой нормальной популяции (Смирнова, 1968; Уранов, Смирнова, 1969). Этот тип популяции, характеризующийся преобладанием генеративной фракции, высокой общей численностью и нормальным возобновлением можно считать дефинитивным, устойчивым (Уранов, Смирнова, 1969). Под влиянием интенсивного выпаса уже на III ступени, особенно на IV, зрелые нормальные популяции трансформируются в ложно-молодые (Уранов, Смирнова, 1969). В возрастном спектре последних преобладает подрост, генеративные растения либо сведены до минимума, либо отсутствуют. Такие популяции являются полузависимыми в понимании В. Н. Беклемишева (1960) и представляют в наших условиях крайний вариант деградации популяций под воздействием выпаса.

Сопоставление наших данных с исследованиями других авторов (Нечаева, Приходько, 1956; Трулевич, 1963; Голубева, 1966; Жукова, 1967; Бажецкая, 1970), показало, что зрелые нормальные популяции характерны для плотнодерновинных злаков и полужуковидных полей. Биологически такой тип возрастной структуры можно объяснить большой длительностью генеративного периода у особой этих биоморф. Так у дерновин типчака при

общей продолжительности жизни 40 лет длительность генеративного состояния может составлять 28 лет.

На сухих и солонцеватых экотопах деградация популяций типчака и белой полыни под влиянием выпаса начинается при меньших пастбищных нагрузках, чем в западинах.

Анализ общей численности и возрастных спектров популяций типчака и белой полыни приводит к заключению, что оба эти показателя закономерно связаны друг с другом. Численность популяций, в которых господствуют генеративные, в первую очередь средневозрастные особи, оказывается средней оптимальной, т. е. не слишком малой и не слишком большой.

В популяциях типчака при диапазоне изменения общей численности от 69 до 4,5 экз. на 1 м² оптимальной оказывается численность около 50. В популяциях белой полыни оптимальная численность около 30 при амплитуде от 53 до 13,5. особей на 1 м². Ранее аналогичная зависимость была установлена для других растений А. А. Урановым (1960), Л. А. Жуковой (1967, 1968), Н. И. Шорниной (1966).

Для характеристики популяции, наряду с численностью и возрастными спектрами, весьма важным показателем является жизнеспособность особей, которую обычно связывают с их размерами, степенью развития вегетативной и генеративной сферы растений (Braun-Blanquet et Pavillard, 1922, Алехин 1925, Гроссгейм, 1929). В применении к типчаку и белой полыни мы принимали во внимание диаметр дерновин типчака, диаметр и высоту куста полыни. У обоих растений — число и длину генеративных побегов, величину годичного прироста вегетативных побегов. Промеры и подсчеты проводились для особей возрастных групп генеративного периода.

Жизненность дерновин типчака падает от западин к сухим микроплакорным участкам, особенно от I степени выпаса к IV. Наибольшей жизненностью отличаются дерновины в ассоциациях западин I—II степени выпаса. Эти же местообитания характеризуют наивысшую жизненность особей белой полыни.

Принимая в качестве критерия высокой жизнеспособности популяций такие показатели как преобладание в полночленном возрастном спектре генеративных растений, оптимальную численность, а также высокую жизнеспособность особей, заключаем: 1) наиболее устойчивыми и отличающимися высокой жизнеспособностью являются популяции типчака на днищах западин I степени выпаса; 2) у белой полыни наивысшая жизнеспособность популяций отмечена в ассоциациях микроплакоров на II степени выпаса.

Изучение жизнеспособности особей рассмотренных эдификаторов в различных условиях существования дополняет сведения об уровне жизнеспособности видовых популяций и помогает выявить условия экологического и биоценотического оптимума (в понимании Т. А. Работнова, 1950). Для типчака в условиях наших работ оба оптимума совпадают и приходится на ассоциации западин I сту-

пены выпаса. Для популяций белой полыни экологически оптимальными оказываются условия западин и склонов западин, биоценотический же оптимум приходится на микроплакорные участки II ступени выпаса; здесь популяции отличаются высокой общей численностью, значительным преобладанием средневозрастных генеративных растений. Экологические условия западин являются наиболее благоприятными для развития особей полыни, однако, высокая плотность злаков препятствует нормальному возобновлению полыни.

Используя материалы по возрастным спектрам популяций типчака и белой полыни, мы пытались подойти к вопросу о темпах развития особей, под которым понимаем скорость прохождения особями виргинильного периода. Постоянное и быстрое пополнение генеративной части популяции должно явиться одним из показателей устойчивости популяции, возможности ее самоподдержания в тех или иных условиях. Определение абсолютного возраста большинства биоморф представляет известные трудности, в связи с чем возникает необходимость искать косвенные пути определения скорости развития. Попытки в этом плане имеются в исследованиях Т. А. Работнова (1950).

В нашей работе предлагается за основу сравнения разных вариантов популяции по этому признаку брать показатели отношения численности каждой возрастной группы популяции к численности всходов. Предлагаемый путь дает возможность рассматривать превышение численности одной группы по сравнению с другой как результат накопления особей в процессе медленного развития последних. Таким образом по этому показателю можно сравнивать темпы развития как внутри одной популяции, так и экологических вариантов популяций. Графически материал можно представить серией кривых, что значительно облегчает сравнение отдельных популяций по темпам развития особей.

Темпы развития типчака в условиях наших работ ускоряются по мере ухудшения условий существования этого злака: от западин к сухим, солонцеватым микроплакорным участкам, а также от I ступени выпаса к IV; у белой полыни быстро развиваются особи в местах сильно задернованных (западины, склоны западин). Таким образом, темпы развития особей типчака и белой полыни можно расценивать как биологическое приспособление, способ поддержания популяции в неблагоприятных условиях.

Глава IV. Возрастные спектры типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lericheana* Web.) в южном районе работ

Исследования популяций типчака и белой полыни проводились здесь в том же направлении и по той же методике, что и в северном районе.

Типчак в южном районе находится близ южной границы своего ареала на равнине Прикаспия. Экологическая амплитуда этого злака по сравнению с северным районом работ заметно ограни-

Чена типчак локализуется в основном в глубоких (не мельче 20 см) западинах. Экологический диапазон белой полыни, напротив расширяется по сравнению с северным районом. Этот полукустарничек на III—IV ступенях выпаса проникает в западины становясь здесь доминантом I ранга.

Тенденции в изменении возрастной структуры типчака и белой полыни в южном районе работ в общих чертах сходны с таковыми в северном. Аналогичны данные по ходу изменения численности популяций и жизнениости особей в разных вариантах экотопов.

Различия сводятся к следующему:

1) темпы развития типчака в южном районе работ выше, чем в северном; это ускорение развития сопровождается понижением общей численности популяций и падением жизнениости особей;

2) деградация типчака под влиянием выпаса в южном районе работ начинается на II ступени выпаса, т. е. при меньших пастбищных нагрузках, чем в северном;

3) белая полынь в силу ряда биологических особенностей (глубоководущая корневая система, высокая солеустойчивость, большой резерв спящих почек, отрегулированность осмотического и транспирационного аппарата) оказывается более устойчивой к интенсивному выпасу и усилению аридности климата. Численность и жизнениость особей белой полыни в северном и южном районах работ довольно близки. В южном районе работ на III и IV ступенях выпаса белая полынь проникает в западины и становится там основным доминантом, в северном районе работ даже при очень высоких пастбищных нагрузках белая полынь не получает в западинах доминирующего значения. На повышение аридности условий белая полынь реагирует замедлением темпов развития.

Глава V. Сопряженность типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в разных экологических условиях южной полупустыни

Сложение и развитие растительного сообщества, жизнениость составляющих его популяций в большой степени определяются взаимоотношением между растениями, слагающими ценоз. Важность теоретической разработки этой проблемы и необходимость экспериментальных исследований в этом направлении подчеркивалась многими исследователями (Clements, 1905, 1924; Сукачев, 1925, 1927; Clements, 1928, Сукачев, 1935; Шенников, 1939; Прозоровский, 1940; Ellenberg, 1953; Корчагин, 1956; Ellenberg, 1958; Сукачев, 1959; Марков, 1956).

Учитывая возможность всестороннего изучения растений эдификаторов и принимая во внимание малую исследованность взаимоотношений растений в сухих областях, мы поставили специальную задачу: проследить взаимодействие типчака и белой полыни в разных условиях южной полупустыни: в тополого-эдафических рядах на 3-х ступенях выпаса. В основу положен метод определения сопряженности (Уранов, 1935, 1955), понимаемый как корре-

позитивная зависимость количества одного вида от количества другого. За количественный показатель мы приняли проективное покрытие, которое определяли для каждой рассмотренной ассоциации на 300 площадках размером 0,25 м² с помощью квадрата со стороной 50 см, разделенного на 100 ячеек. Всего для северного и южного районов работ проанализировано 3600 площадок.

Материал собран весной и в начале лета.

Статистически обработанные цифровые материалы обобщены в таблицах, графиках (кривые сопряженности).

Для каждой изученной ассоциации рассматривали следующие варианты сопряженности: 1) типчак — действующий вид (ДВ); белая полынь — подчиненный вид (ПВ); 2) белая полынь — ДВ; типчак — ПВ. Анализ кривых сопряженности показывает, что при первом условии в северном районе работ отмечено 3 варианта сопряженности, характеризующих 3 типа взаимодействия между типчаком и белой полынью: положительная сопряженность, отрицательная и индифферентная (Уранов, 1935, 1955). В диапазоне покрытия типчака от 0,5 до 16% для всех ассоциаций I—II ступеней выпаса типчак не воздействует на полынь (индифферентная сопряженность). При покрытиях, больших 16%, типчак воздействует на полынь положительно в ассоциациях западин и является конкурентом этого полукустарничка на сухих экотопах.

Тенденция к отрицательному воздействию типчака на полынь особенно четко прослеживается на III ступени выпаса, т. е. наблюдается факт усиления воздействия типчака на полынь по мере удаления типчака от его экологического и фитоценотического оптимума. Эта тенденция находится, видимо, в непосредственной зависимости от усиления дефицита влаги и биологически объясняется более интенсивным развитием корней типчака по сравнению с корневыми системами белой полыни. Корни типчака даже в самых неблагоприятных условиях, как показывают полученные нами материалы, в 2 раза по весу и корневой насыщенности превышают корневые системы белой полыни. Благодаря мощному развитию корней в верхних горизонтах почвы особи типчака перехватывают влагу и питательные вещества. Задерненность почвы в местах скопления дерновин типчака препятствует нормальному возобновлению полыни.

В варианте: белая полынь — ДВ, типчак — ПВ преобладает индифферентная сопряженность, что связано, вероятно, со слабыми конкурентными свойствами полыни. Исключение составляют ассоциации относительно увлажняемых и промываемых склонов западин, где при больших обилиях белой полыни (больше 20%) обилие типчака снижается. Учитывая, что особи белой полыни образуют массу придаточных эфемерных корней в приповерхностных слоях почвы, можно предположить, что в местах большой концентрации полыни создается неблагоприятная обстановка для возобновления и нормального развития злаков.

В южном районе работ в варианте: типчак — ДВ, белая по-

пынь — ПВ, во всех ассоциациях проявляется тенденция к отрицательной сопряженности, причем отрицательное воздействие типчака на полынь тем сильнее, чем суше экотоп и интенсивнее выпас. Эту тенденцию, вероятно, можно связать с общей повышенной аридностью условий в южном районе работ. Полынь так же, как и в северном районе, не воздействует на типчак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными критериями высокой жизненности популяции эдификаторов следует считать высокую степень их устойчивости, которая определяется значительным преобладанием в популяции генеративных, особенно средневозрастных растений, оптимальной численностью, обеспеченным возобновлением, высокой жизненностью особей, полноценным возрастным спектром.

Оценивая популяции типчака и белой полыни с этой точки зрения для условий наших работ, приходим к выводу: 1) наиболее полно эдификаторная роль типчака проявляется в ассоциациях западной I ступени выпаса; 2) фитоценотический эффект белой полыни, напротив, проявляется на сухих участках (микрорепартуры).

Для изученных эдификаторов типичны варианты зрелой нормальной популяции. Распространение этого типа спектров у изученных биоморф, возможно, объясняется относительной длительностью генеративного периода онтогенеза.

При прогрессирующем нарастании пастбищной нагрузки зрелые, нормальные популяции трансформируются в ложно-молодые, полузависимые и неустойчивые популяции.

Деградация типчака и белой полыни под влиянием выпаса на сухих экотопах по сравнению с западинами начинается при меньших пастбищных нагрузках.

Сопоставляя возрастные спектры популяций типчака и белой полыни в географическом плане, заключаем: 1) особи типчака реагируют на усиление аридности условий ускорением темпов развития и сокращением онтогенеза в целом по сравнению с северным районом; 2) особи белой полыни развиваются быстрее в северном районе работ.

В обоих случаях ускорение темпов развития связано с ухудшением условий: в первом случае — это усиление сухости климата; во втором — фитоценотическая обстановка (сильная задерненность почв). Ускорение темпов развития у обоих видов можно расценивать как явление приспособительное, выгодное для популяции в целом.

Во взаимоотношениях между типчаком и белой полынью интересным является факт усиления конкурентной способности типчака по мере удаления этого злака от его экологического и фитоценотического оптимума, что особенно четко проявляется в южном районе работ.

Относительная лабильность численности и возрастной структуры популяций типчака и белой полыни помогает сохранить этим ви-

дам доминирующее значение при большом разнообразии экологических и климатических условий, что определяет широкое распространение типчаковых, типчаково-белополюнных и белополюнных сообществ в сухих степях, полупустынях Юго-Востока Европейской части Союза и Северного Казахстана.

Для сохранения кормовой ценности пастбищ в южной полупустыне, в районах работ в частности, необходимо полное прекращение выпаса, начиная с IV ступени пастбищной дигрессии, т. к. дальнейшее увеличение пастбищной нагрузки будет способствовать окончательной деградации популяций важных кормовых компонентов.

Для поддержания пастбищ весьма желателен подсев злаков. В первую очередь, типчака, обладающего превосходными для условий полупустыни кормовыми свойствами, отличающегося также быстрой вегетацией, хорошей отавностью, высокой конкурентной способностью.

Содержание диссертации изложено в следующих работах:

1. Воронцова Л. И. 1967. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. Сб. «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений», М., изд. «Наука».
2. Воронцова Л. И. 1968. Сопряженность типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lericheana* Web.) в разных экологических условиях южной полупустыни. Сб. «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций», М., изд. «Наука».
3. Воронцова Л. И. 1968. Изменение численности и возрастного состава популяций типчака (*Festuca sulcata* Hack.) в различных условиях южной полупустыни. Сб. «Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ», Ученые записки, т. 64, Пермь.